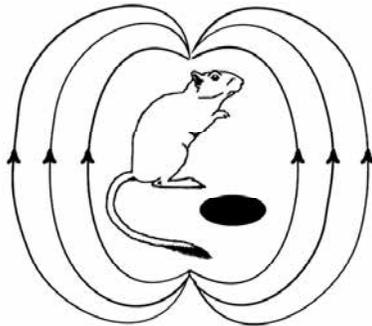


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

БИОЛОГИЧЕСКОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Под редакцией:
А.А. Никольского, В.В. Рожнова



Товарищество научных изданий КМК
Москва 2013

Биологическое сигнальное поле млекопитающих. Коллективная монография. Под редакцией А.А. Никольского, В.В. Рожнова. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2013. 323 с.

В коллективной монографии обсуждаются проблемы, отражающие развитие концепции биологического сигнального поля Н.П. Наумова за последние 30 лет. Они касаются методологии, методов исследования и описания биологического сигнального поля, в том числе, количественных, а также сенсорных механизмов восприятия животными информации, передаваемой по его каналам. Монография стала результатом работы конференции, посвященной 110-летию со дня рождения создателя концепции – выдающегося российского (советского) биолога Н.П. Наумова, которая проходила в стенах Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева в ноябре 2012 г.

Монография будет интересна зоологам, экологам, этологам, ученым других специальностей, преподавателям, студентам, а также все тем, кто интересуется проблемами передачи информации.

Авторы:

Никольский А.А., Рожнов В.В., Поярков А.Д., Михеев А.В., Авилова К.В., Афанасьев К.Е., Баженов Ю.А., Брусенцова Н.А., Буйновская М.С., Ванисова Е.А., Верещагин А.О., Владимирова Э.Д., Волох А.М., Дмитриев П.П., Завьялов Н.А., Камалова Е.С., Караман Н.К., Карнаухов А.С., Колобова О.С., Колчин С.А., Котенкова Е.В., Лапузина В.В., Лисицына Т.Ю., Мальцев А.Н., Маслов М.В., Менюшина И.Е., Овсяников Н.Г., Орлов О.Ю., Осипова О.В., Переладова О.Б., Поддубная Н.Я., Поярков Н.Д., Пучковский С.В., Ронкин В.И., Рутовская М.В., Савченко Г.А., Сенина Д.А., Сидорчук Н.В., Симкин Г.Н., Трелет С.А., Фокина М.Е., Цветкова Ю.Н., Шепелев А.А., Ячменникова А.А.

Редакционная коллегия:

А.А. Никольский, В.В. Рожнов, А.В. Михеев, Е.А. Ванисова, А.Д. Поярков

Иллюстрация на титуле:

Е.А. Ванисова

ПОСЕЛЕНИЯ АЗИАТСКОГО БАРСУКА *MELES LEUCURUS AMURENSIS* SCHRENCK, 1859 КАК ЭЛЕМЕНТЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ ДРУГИХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Н.В. Сидорчук¹, В.В. Рожнов¹, М.В. Маслов²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва
²Государственный природный заповедник “Уссурийский” им. В.Л. Комарова ДВО РАН
barsykova_n@mail.ru

Норы и другие убежища являются топографической составляющей биологического сигнального поля (Наумов, 1975, 1977) и имеют большое значение в жизни млекопитающих: они оказывают ориентирующее влияние при передвижении животных и расселении молодняка.

Одни из самых обширных и сложных подземных убежищ устраивают барсуки рода *Meles*. Нередко их поселения состоят из нескольких изолированных друг от друга галерей ходов (или нор), занимают площадь до нескольких сотен квадратных метров и имеют несколько десятков входов (Лихачев, 1956; Roper, 1992; Горшков, 1997; Сидорчук, Рожнов, 2010). Некоторые поселения существуют на протяжении сотен и тысяч лет, используются многими поколениями животных и являются элементами биологического сигнального поля (Наумов, 1973). Даже нежилые убежища барсука могут быть эффективными аттракторами, организующими активность самых разных животных.

В отечественных исследованиях уделено внимание только использованию поселений барсука лисицей (*Vulpes vulpes*) и енотовидной собакой (*Nyctereutes procyonoides*) (Иванова, 1965; Горшков, 1975; Бородин, 1985), сведений о посещении их другими видами млекопитающих практически нет. Отчасти это можно объяснить тем, что визуальные наблюдения за поведением животных на поселениях барсука очень трудны и обычно посещение фиксируют по косвенным признакам – различным проявлениям жизнедеятельности (следы, поковки, экскременты, шерсть на стенках входа и проч.). Однако очень часто животные при посещении убежищ не оставляют следов, и тогда наблюдатель не регистрирует их присутствие на поселении.

Дистанционная регистрация животных около убежищ с помощью фотоловушек не требует постоянного присутствия наблюдателя, которое может оказывать влияние на поведение животных. Кроме того, длительная автономная работа фотоловушек помогает сократить число посещений убежищ исследователем и зафиксировать даже кратковременные визиты млекопитающих на поселения барсука (Сидорчук, Рожнов, 2010).

При изучении экологии азиатского барсука, как одной из жертв амурского тигра *Panthera tigris*, в Уссурийском заповеднике особый интерес для

нас представляло изучение посещения поселений барсука *Meles leucurus amurensis* этим и другими хищниками.

Материал и методы. Сбор материала по поведению барсука и других видов млекопитающих на поселениях барсука проводился в Уссурийском заповеднике на двух модельных участках – по одному в каждом лесничестве заповедника. Лесничества различаются уровнем антропогенной трансформации: на территории Комаровского лесничества хозяйственная деятельность не осуществлялась с 1934 г., тогда как в Суворовском лесничестве до 1971 г. проводились рубки главного пользования.

В 2010–2011 гг. нами выявлено и закартировано 38 постоянных поселений, на 17 из них были установлены фотоловушки Reconyx RapidFire RC60 (по одной на каждом поселении). Все поселения, на которых вели наблюдения, расположены в лесу: 14 – на склонах сопки различной экспозиции и три – в долинах рек. Одно из поселений, расположенных в долине, находилось на границе заповедника в 20 м от прилежащего поля.

При установке фотоловушку направляли непосредственно на входы, которые барсуки использовали чаще всего (Сидорчук, Рожнов, 2011). Фотоматериал собирали с марта по декабрь (на некоторых поселениях по январь). Поселения обследовали один раз в 14–20 дней и при необходимости перемещали ловушки по поселениям (в случаях, если животные меняли зону активности или используемые входы). На некоторых обширных поселениях фотоловушка не охватывала всю площадь между входами. В этом случае при каждой проверке поселения мы тщательно осматривали все входы для регистрации визитов млекопитающих по косвенным признакам. Всего за два сезона отработано 5278 фотоловушко-суток и получено более 76000 снимков, в том числе более 60000 фотографий барсука и 5000 фотографий других хищных млекопитающих.

Сезонную динамику использования поселений барсуком оценивали также по материалу фотоловушек и осмотрам поселений. Для дальнейшего анализа для каждого поселения мы подсчитывали число суток, когда поселение активно использовалось или посещалось барсуком (жилое поселение), и число суток, когда убежище барсуком не использовалось или посещалось редко (нежилое поселение).

При проведении статистического анализа использовали тест χ^2 (Лакин, 1990) для сравнения относительных частот посещений убежищ барсука хищниками в разных биотопах (долина или склон сопки) или убежищ барсука разного статуса (жилое или нежилое).

Результаты и обсуждение. За весь период наблюдений зафиксировано 239 визитов разных видов млекопитающих на поселения барсука. Среди них енотовидная собака, лисица, медведи – гималайский *Ursus thibetanus*

и бурый *U. arctos*, дальневосточный лесной кот *Prionailurus bengalensis euptilura*, колонок *Mustela sibirica*, соболь *Martes zibellina*, харза *Lamprogale flavigula* и рысь *Lynx lynx*. За все время работы фотоловушек нами не зарегистрировано присутствие на поселениях барсука тигра: по-видимому, он добывает барсука вне поселений. На поселениях барсука нами зафиксированы также копытные (пятнистый олень, изюбрь, косуля, кабан) и мышевидные грызуны, однако, в данном сообщении мы обсуждаем в основном хищных млекопитающих.

Как правило, животные разных видов крайне редко заходят на одно и то же поселение барсука в один день – мы зарегистрировали только 13 подобных случаев из 239. Обычно животные появляются в поле зрения камеры на непродолжительное время – от нескольких секунд до 1–2 минут, хотя есть и исключения. В большинстве случаев посетители интересуются жилыми входами и пространством около них – обнюхивают почву и заглядывают во входы.

Хищные млекопитающие в Уссурийском заповеднике посещают поселения барсука в течение всего года, но летом и осенью чаще (0.5 и 0.6 посещения на 10 фотоловушко-суток соответственно), чем весной и зимой (0.3 посещения на 10 фотоловушко-суток). Если рассматривать каждый вид в отдельности, то можно выявить определенные предпочтения.

Из 17 поселений, на которых велись наблюдения, хищные млекопитающие чаще появлялись на поселении, расположенном на окраине заповедника – 86 регистраций из 239. Возможно, это связано с расположением поселения – на границе леса и поля, тогда как все остальные поселения расположены в лесном массиве. Так, именно на нем отмечено наибольшее число посещений енотовидной собаки и дальневосточного кота, предпочитающих пойменные, мозаичные биотопы (Юдина, Юдин, 1991). Так как это поселение по биотопическим характеристикам очень сильно отличается от других, то при анализе общих закономерностей в посещениях

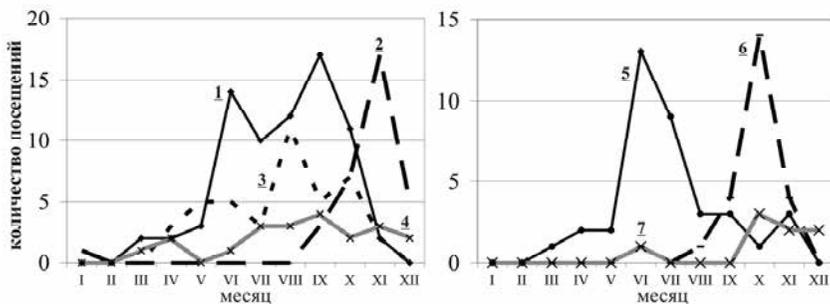


Рис. 1. Посещение поселений барсука хищными млекопитающими в Уссурийском заповеднике: 1 – енотовидная собака; 2 – лисица; 3 – гималайский и бурый медведи; 4 – дальневосточный кот; 5 – колонок; 6 – соболь; 7 – харза.

поселений барсука хищными млекопитающими данные по нему мы не учитывали.

Хищные млекопитающие в большей степени интересовались жилыми поселениями барсука, чем нежилыми ($\chi^2 = 9.6$; $p = 0.002$). Для одних видов (енотовидная собака, лисица) это связано с поиском убежища, для других – с поиском добычи: для крупных хищников (медведи, рысь, возможно, харза) это сами барсуки, для мелких (дальневосточный лесной кот, соболь, колонок) – мышевидные грызуны, которые часто отмечаются на поселениях барсука.

Сравнение двух модельных участков в разных лесничествах заповедника между собой показало, что хищные млекопитающие появлялись на поселениях барсука чаще в Суворовском лесничестве, чем в Комаровском ($\chi^2 = 11.7$; $p = 0.001$). При практически одинаковой плотности поселений барсука в этих лесничествах такие различия могут быть объяснены разным характером использования поселений барсуками: в Суворовском лесничестве животные реже покидали поселения надолго (80% от общей продолжительности наблюдений поселения были жилыми), чем в Комаровском (51%). А хищные млекопитающие в Уссурийском заповеднике, как показано выше, чаще интересуются именно жилыми поселениями барсука.

Хищные млекопитающие с одинаковой частотой появлялись как на поселениях, расположенных на склонах сопок, так и в долинах рек ($\chi^2 = 1.82$; $p = 0.2$). Хотя если рассматривать каждый вид в отдельности, то можно обнаружить определенные предпочтения. Например, енотовидная собака, как и лисица чаще посещали именно долинные поселения ($\chi^2 = 87.6$; $p = 0.001$ и $\chi^2 = 65.9$; $p = 0.001$ соответственно). Эти животные являются основными конкурентами барсука при заселении убежищ, так как часто не роют собственных убежищ, а стараются занять барсучьи. Иногда, даже присутствие барсука их не смущает, и они селятся рядом, занимая входы неиспользуемые барсуками. Вопросам взаимоотношений этих видов с европейским барсуком посвящено много работ (Иванова, 1965; Бородин, 1985; Kauhala et al., 1998 и др.). Тогда как на Дальнем Востоке (естественном ареале енотовидной собаки) подобные сведения редки.

Енотовидная собака в Уссурийском заповеднике чаще, чем другие хищные посещает поселения барсука: всего отмечено 73 визита. Пик посещаемости приходится на лето и осень (с июня по октябрь) (рис. 1). Посещение поселений барсука енотовидной собакой в конце мая – начале июня может быть связано с поисками убежища для выведения потомства (рис. 2А). Пары с подростками щенками могут менять убежища. Так на одном из поселений в июне неоднократно появлялась пара взрослых животных со щенком, а в июле самка с двумя щенками (рис. 2Б, В). Подростки щенки в августе уже самостоятельно проверяли поселения барсуков. Енотовидные собаки и осенью продолжают посещать поселения с целью поиска убежища на зиму (рис. 2Г). Вероятно, та же причина приводит в конце

осени и зимой на поселения барсука и лисиц (рис. 3). В Европе и лисица, и енотовидная собака зимой могут использовать убежища и одновременно с европейским барсуком (Goszczycski, Wujtowicz, 2001). Например, в Беловежской пуще 88% зимовочных поселений европейского барсука использовались одновременно и енотовидной собакой. При этом оба вида могли пользоваться одними и теми же входами, но разными гнездовыми камерами (Kowalczyk et al., 2008).

В Уссурийском заповеднике за два года наблюдений мы отметили только один подобный случай, когда пара енотовидных собак в ноябре использовала жилое поселение барсука уже после залегания хозяина в зимний сон. А вот лисицы в большинстве случаев появлялись на нежилых поселениях ($\chi^2 = 24.5$; $p = 0.001$), которые использовали только в холодное время года (рис. 1). Весной и летом ни на одном из 17 поселений, на которых проводились наблюдения, лисицы не зафиксированы. Вероятно, в Уссурийском заповеднике лисицы для выведения потомства редко используют те поселения, которые хоть иногда посещаются барсуком, что может быть связано с особенностями взаимоотношений этих видов. Для европейского барсука известны случаи агрессивных взаимодействий. Например, П.К. Горшков (1997) считает, что на территории Татарстана



Рис. 2. Енотовидная собака на поселениях азиатского барсука в Уссурийском заповеднике: А – пара (20 мая); Б – взрослое животное со щенком (17 июля); В – пара со щенком (23 июня); Г – пара (25 октября).

барсук и лисица конкурируют за поселения и лисица может выгнать барсука из убежища.

Другие исследователи, напротив, отмечают агрессию со стороны барсука, когда он уничтожает щенков лисицы или енотовидной собаки, хотя такие случаи редки (Лихачев, 1956; Kowalczyk et al., 2008). Изучение взаимодействий европейского барсука и лисицы на подкормочных площадках в Англии показало, что в большинстве случаев животные игнорировали друг друга, но в условиях дефицита корма барсук агрессивно защищал пищу, а лисица всегда уступала, никогда не проявляя агрессии (Macdonald et al., 2004).

Однако, в нашем исследовании мы не зарегистрировали ни одного случая взаимодействий лисицы с барсуком, поэтому наше предположение в дальнейшем требует проверки.

Еще одни из частых гостей на поселениях барсука в Уссурийском заповеднике – медведи. Всего зарегистрирован 41 визит, из них 33 – гималайского медведя (рис. 4А, Б) и 3 – бурого (в 5 случаях вид не определен). Эти хищники посещают убежища барсука при поиске добычи. При этом они одинаково часто проверяют как жилые, так и нежилые поселения ($\chi^2 = 0.6$; $p = 0.5$). В одном случае зафиксирована реакция барсуков на приближение медведя: перед приходом хищника барсуки спаривались, они услышали или почувствовали его запах за 3 минуты до появления медведя и ушли в поселение. Если медведь не застал барсука врасплох на поверхности, то он может пытаться выкопать жертву. Такое поведение зафиксировано с помощью фотоловушки на одном из поселений. Кроме того, 82 % найденных нами постоянных поселений барсука имеют следы раскопки входов. Однако обычно медведи не задерживаются на поселении надолго. Исключение составляют визиты самки с детенышами – всего 5 случаев из 41, когда медвежата активно исследуют входы (иногда пытаются залезть внутрь) (рис. 4В, Г). Кроме того, отмечено 2 случая, когда гималайский



Рис. 3. Лисица на поселениях азиатского барсука в Уссурийском заповеднике (октябрь).

медведь устраивался на ночевку около одного из входов жилого поселения барсука (это поселение имеет всего 9 входов). Хищник провел здесь две ночи (17 и 24 июня с 21 до 8 ч) (рис. 4Д, Е). Наиболее часто медведи приходят на поселения в конце лета и осенью (рис. 1), что, вероятно, связано с наживкой перед зимой. После выхода из берлоги весной медведи также «инспектируют» поселения барсуков. Так, одно из поселений мы обнаружили при троплении хищника по снегу 30 марта 2010 г.



Рис. 4. Гималайский и бурый медведи на поселениях азиатского барсука в Уссурийском заповеднике: А и Б – гималайский медведь (14 апреля и 16 августа); В – медвежата гималайского медведя обследуют вход в поселение (10 мая); Г – самка бурого медведя с двумя медвежатами; Д и Е – самец гималайского медведя спит около входа в поселение (18 июня).

Еще один хищник, посещающий поселения барсука в Уссурийском заповеднике – харза (рис. 5А). За период наблюдений зафиксировано 8 визитов, большинство из которых приходится на осень (рис. 1). Вероятно, харза не беспокоит взрослых барсуков, но для барсучат может представлять определенную опасность. Так, в июне зафиксировано посещение харзой поселения барсука, в котором находился выводок. Хищник залезал в поселение, но мы не зафиксировали уничтожения им щенков барсука ни с помощью фотоловушки, ни по следам. Достаточно часто харзы появляются на убежищах барсука парами и осматривают входы по очереди, но не задерживаются около них дольше 2–3 минут.

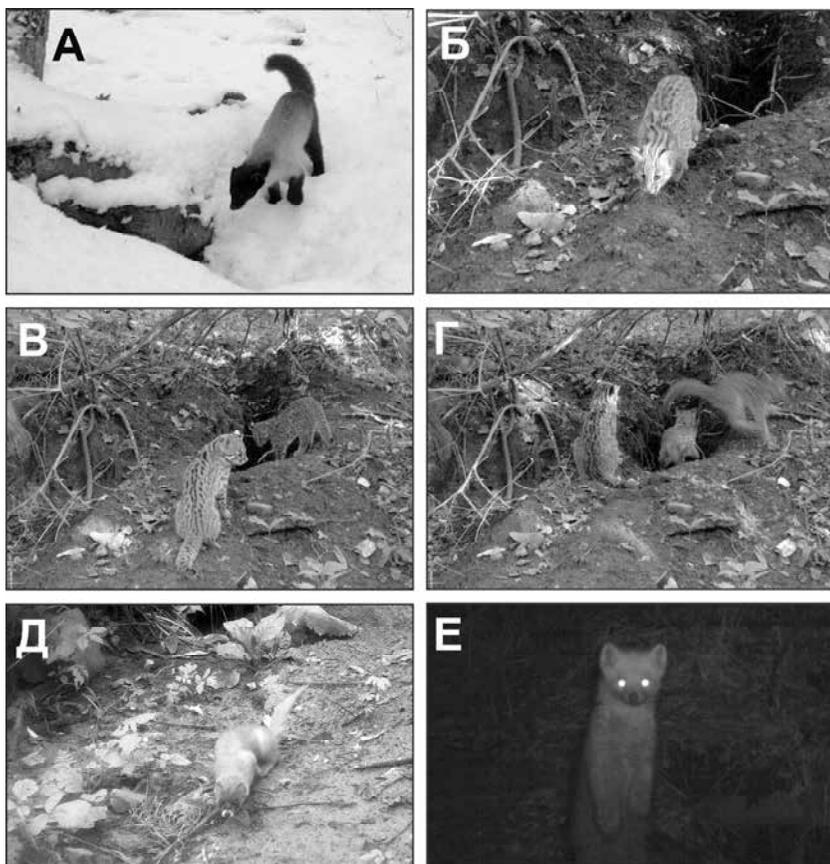


Рис. 5. Хищники на поселениях барсука азиатского барсука в Уссурийском заповеднике: А – харза (13 ноября); Б – дальневосточный лесной кот (25 августа); В и Г – самка дальневосточного лесного кота с котятами (27 августа); Д – колонок (9 сентября); Е – соболь (19 апреля).

Частый гость на поселениях барсука в Уссурийском заповеднике – дальневосточный лесной кот (37 визитов) (рис. 5Б). Сведения о поведении этого хищника в природе малочисленны и наши наблюдения представляют определенный интерес. Кот зафиксирован фотоловушками только на 4 поселениях в Суворовском лесничестве. Три из них расположены рядом с полем у кордона «Пейшула» (на расстоянии 20, 500 и 600 м от опушки леса) и одно – рядом с грунтовой дорогой, уходящей вглубь заповедника по пойме реки. На некоторых отрезках этой дороги мы неоднократно встречали следы кота, как взрослых животных, так и котят. На других поселениях, расположенных в глубине лесного массива, как на склонах сопки, так и в долине рек, кот не попадал в кадр ни разу. Таким образом, полученные нами результаты подтверждают наблюдения В.Г. Юдина (1977) о предпочтении дальневосточным котом пойменных биотопов. Наиболее часто кот посещает поселения барсука летом (рис. 1). Поздней осенью зафиксировано только 3 визита этого хищника и ни одного в зимние месяцы. Вероятно, в Уссурийском заповеднике дальневосточный лесной кот не использует поселения барсука в качестве убежищ в холодное время года.

Скорее всего, кот на поселения барсука заходит в поисках мышевидных грызунов или зайцев (которые часто отмечаются на поселениях), обычно, в сумерках или ночью. Иногда хищник устраивался на непродолжительный отдых около входов на выбросах почвы, образующихся после чистки ходов барсуками, или заглядывал во входы. В августе на одно из поселений дважды заходила самка с 4 котятками. 27 августа семейство появилось в поле зрения камеры в 7 ч и в 17 ч. В общей сложности животные провели на поселении 2.5 часа (котятка играли около входов и залезали внутрь) и ушли только при появлении барсука (рис. 5В, Г).

Соболь и колонок в Уссурийском заповеднике приходят на поселения барсука с той же целью, что и дальневосточный лесной кот. Всего зафиксировано 21 визит соболя (рис. 5Е) и 24 визита колонка (рис. 5Д). Необходимо отметить, что соболь одинаково часто появляется на поселениях барсука, расположенных как на сопках, так и в долине ($\chi^2 = 0.2$; $p = 0.7$). Колонок предпочитает заглядывать на поселения в долине ($\chi^2 = 25.8$; $p = 0.001$), при этом большинство визитов отмечено на поселении на опушке (16 из 24). Различается также и время посещения поселений этими хищниками. Соболь приходит на убежища барсука в течение всего года, тогда как колонок чаще появляется осенью (рис. 1). При этом поведение этих животных на поселениях сходно – оба вида иногда интересуются входами, залезают внутрь, оставляют метки, но не задерживаются в поле зрения камеры дольше 1–2 минут.

Реже других хищников на поселения барсука заходит рысь. Отмечено только 2 визита. Конечно, рысь может добывать барсука на удалении от поселений, что объясняет редкость визитов.

Заключение. Поселения барсука в Уссурийском заповеднике – один из ярких примеров долгоживущих сигналов биологического поля (Наумов, 1973). Некоторые из поселений расположены рядом с элементами ландшафта, заметно выделяющимися из общего фона – скальные выходы, мощные старовозрастные деревья. Подобные элементы ландшафта, даже если рядом с ними нет поселений барсука, привлекают внимание животных и организуют их поведение – то есть являются аттракторами первого порядка (Гольцман, Крученкова, 1999; Никольский, 2011). Эти объекты становятся аттракторами второго порядка в результате появления на них следов жизнедеятельности животных (Никольский, 2011), в нашем случае – устройства барсуком поселений. Поселения барсука могут существовать на протяжении сотен и тысяч лет, и используются многими поколениями животных (Динесман, 1968). Около поселений часто расположены тропы и уборные барсука. Регулярное подновление следов жизнедеятельности на поселениях (в том числе уборных) позволяет сохранять и передавать информацию об использовании территории и пространственной структуре популяции не только барсука, но и других видов животных.

Как показали наши наблюдения, поселения барсука в Уссурийском заповеднике привлекают самых разных животных на протяжении всего года. Некоторые хищные млекопитающие посещают убежища барсука регулярно – в поисках убежища или добычи. Информация о поселениях барсука передается из поколения в поколение, о чем свидетельствуют визиты самок с детенышами (енотовидная собака, медведь и дальневосточный лесной кот).

Таким образом, наблюдения на поселениях позволяют получить данные и о межвидовых взаимодействиях барсука. Особенный интерес представляет материал о взаимоотношениях с другими членами гильдии норных хищников – лисицей и енотовидной собакой. Использование фотоловушек в подобных исследованиях помогает получить обширный систематический материал, а также уточнить спорные случаи совместного обитания в одном поселении разных видов животных.

Работа выполнена при финансовой поддержке Русского географического общества.

Литература

- Бородин П.Л. 1985. Сравнительная экология барсука, лисицы и енотовидной собаки и их биоценотическое значение в Мордовском заповеднике. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 16 с.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. 1999. Аттракторы в социальном поведении // Шестой съезд Териол. об-ва. Тез. докл. (Москва, 13–16 апреля 1999 г.), М.: ИПЭЭ РАН. С. 61.
- Горшков П.К. 1975. Взаимоотношения барсука с лисой и енотовидной собакой в Татарской республике // Матер. II науч. конф. зоологов Волжско-Камского края, Казань. С. 138-144.

- Горшков П.К. 1997. Барсук в биоценозах Республики Татарстан. Казань: Изд-во Табигать. 176 с.
- Динесман Л.Г. 1968. Изучение истории биогеоценозов по нормам животных // Ботанический журн. № 2. С. 214-222.
- Иванова Г.И. 1965. Сравнительная экология лисицы, барсука и енотовидной собаки в островных лесах севера Воронежской области. Автореф. дис... канд. биол. наук. М. 20 с.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии, Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1975. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вест. АН СССР. № 2. С. 55-62.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. Вопросы териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Никольский А.А. 2011. Биологическое сигнальное поле млекопитающих как аттрактор второго порядка в пространстве биогеоценоза // Териофауна России и сопредельных территорий (IX съезд Териол. общ. при РАН), М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 332.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. Издание четвертое. М.: Высшая школа. 350 с.
- Лихачев Г.Н. 1956. Некоторые черты экологии барсука в широколиственном лесу Тульских Засек // Сб.к матер. по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. Под ред. П.Б. Юргенсона. М.: Изд-во Министерства сельского хозяйства СССР. С. 72-94.
- Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. 2010. Европейский барсук в Дарвинском заповеднике. Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 122 с.
- Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. 2011. Дистанционные методы изучения барсуков: некоторые особенности использования фотоловушек // Дистанционные методы исследования в зоологии. Матер. науч. конф. М.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 87.
- Юдин В.Г. 1977. Енотовидная собака Приморья и Приамурья. М.: Наука, 162 с.
- Юдин В.Г., Юдина Е.В. 2009. Тигр Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 485 с.
- Goszczycski J., Wytjowicz I. 2001. Annual dynamics of den use by red fox *Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles* in central Poland // Acta Theriologica. № 46. P. 407-417.
- Kauhala K., Laukkanen P., von Rege I. 1998. Summer food composition and food niche overlap of the raccoon dog, red fox and badger in Finland // Ecography. № 21. P. 457-463.
- Kowalczyk R., Jędrzejewska B., Zalewski A., Jędrzejewski W. 2008. Facilitative interactions between the Eurasian badger (*Meles meles*), red fox (*Vulpes vulpes*) and the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) Białowieża Primal Forest, Poland // Canadian J. of Zoology. № 86. P. 1389-1396.
- Macdonald D.W., Buesching C.D., Stopka P., Henderson J., Ellwood S.A., Baker S.E. 2004. Encounters between two sympatric carnivores: red foxes (*Vulpes vulpes*) and European badgers (*Meles meles*) // J. of Zoology. № 263. P. 385-392.
- Roper T. J. 1992. Badger *Meles meles* setts: architecture, internal environment and function // Mammal Review, 22. P. 43-53.

Содержание

Концепция биологического сигнального поля: методологический аспект

<i>А.А. Никольский.</i> Концепция биологического сигнального поля как раздел общей биологии	7
<i>А.А. Никольский.</i> Идея экологического наследования в трудах профессора Н.П. Наумова	12
<i>В.В. Рожнов.</i> Место концепции опосредованной хемокоммуникации в теории биологического сигнального поля Н.П. Наумова	16
<i>А.Д. Поярков.</i> Биологическое сигнальное поле: этологический, экологический и эволюционный аспекты проблемы	24
<i>А.В. Михеев.</i> Актуальная и потенциальная информативность элементов биологического сигнального поля млекопитающих	35

Биологическое сигнальное поле млекопитающих на внутривидовом и биоценотическом уровнях

<i>К.Е. Афанасьев.</i> Особенности коммуникативных систем бурого медведя (<i>Ursus arctos</i> L.) на территории заповедника «Большая Кокшага»	42
<i>Н.А. Брусенцова.</i> Характеристика структуры семейного участка барсука (<i>Meles meles</i> L.) в свете концепции биологического сигнального поля	46
<i>Е.А. Ванисова, А.А. Никольский.</i> Уборные как стабильные элементы в биологическом сигнальном поле джейрана (<i>Gazella subgutturosa</i>) в заповеднике «Тигровая балка» (Таджикистан)	50
<i>Е.А. Ванисова, А.С. Карнаухов, А.Д. Поярков, В.В. Рожнов.</i> Маркировочные деревья как аттракторы в биологическом сигнальном поле ирбиса (<i>Uncia uncia</i>)	57
<i>Э.Д. Владимирова.</i> Реакции лесной куницы (<i>Martes martes</i>) на сигналы биологического поля при различных функциональных формах активности ..	65
<i>А.М. Волох.</i> Сигнальные деревья как составная часть информационных полей дикого кабана в Украине	76
<i>П.П. Дмитриев.</i> Горизонтальная и вертикальная структура экосистем в поселениях млекопитающих как биологическое сигнальное поле	85
<i>П.П. Дмитриев.</i> Маркировка запахами территории семьи полевки Брандта (<i>Lasiopodomys brandti</i> Radde)	93
<i>Н.А. Завьялов.</i> Биологическое сигнальное поле бобров (<i>Castor fiber</i>): его элементы, структура и функции	96
<i>Е.С. Камалова.</i> Изменение внутривидового коммуникативного и маркировочного поведения енотовидной собаки (<i>Nyctereutes procyonoides</i>) на территории Мордовинской поймы национального парка «Самарская Лука» в период с 2009 по 2012 гг.	109
<i>Е.С. Камалова, М.Е. Фокина.</i> Освоение новой среды обитания енотовидной собакой (<i>Nyctereutes procyonoides</i>) и изменение значимости объектов коммуникативного характера с 1995 по 2012 гг. на примере Мордовинской поймы национального парка «Самарская Лука»	116
<i>С.А. Колчин.</i> Поведение медвежат гималайского медведя (<i>Ursus thibetanus</i>) при встрече следов сородичей	121

<i>В.В. Лапузина.</i> Динамика изменения пищевого поведения енотовидной собаки (<i>Nyctereutes procyonoides</i> Gray, 1834) на территории Мордовинской поймы национального парка «Самарская Лука» за 2009-2012 гг.	126
<i>Т.Ю. Лисицына.</i> Специфика биологического сигнального поля ластоногих	132
<i>И.Е. Менюшина, Н.Г. Овсяников.</i> Роль биологического сигнального поля в формировании репродуктивных поселений белой совы (<i>Nyctea scandiaca</i>)	136
<i>Н.Г. Овсяников, И.Е. Менюшина.</i> Элементы и функциональное значение биологического сигнального поля песца (<i>Alopex lagopus</i>)	144
<i>О.Б. Переладова.</i> Акустическое и оптическое сигнальное поле как индикатор состояния популяций редких видов (на примере некоторых видов копытных аридных экосистем)	150
<i>С.В. Пучковский, М.С. Буйновская.</i> Ииградиенты биологических сигнальных полей бурого медведя в иерархии природных систем	167
<i>М.В. Рутовская.</i> Сигнальное биологическое поле русской выхохули (<i>Desmana moschata</i>)	175
<i>Г.А. Савченко, В.И. Ронкин.</i> Осваивание территории степным сурком (<i>Marmota bobak</i>)	182
<i>Н.В. Сидорчук, В.В. Рожнов, М.В. Маслов.</i> Поселения азиатского барсука <i>Meles leucurus amurensis</i> Schrenck, 1859 как элементы биологического сигнального поля других видов млекопитающих	188
<i>С.А. Тренет.</i> Проблемы сохранения биологического сигнального поля копытных в Кавказком заповеднике	199
<i>Ю.Н. Цветкова, Д.А. Сенина, Н.Я. Поддубная, О.С. Колобова.</i> Использование экскрементов кунных как формы внутри- и межвидовой информации	207
<i>А.А. Ячменникова, А.О. Верещагин, А.Д. Поярков.</i> Случай манипулирования запахowymi метками у волков	209

Биологическое сигнальное поле и сенсорные механизмы восприятия животными информации

<i>К.В. Авилова.</i> Механорецепторные структуры животных в свете концепции биологического сигнального поля Н.П. Наумова	216
<i>Ю.А. Баженов, Н.К. Караман, А.А. Шенелев, О.В. Осипова, Е.В. Котенкова.</i> Влияние ольфакторного сигнального поля синантропных домовых мышей на поведение гемисинантропного (<i>Microtus levis</i>) и экзоантропного (<i>Myodes glareolus</i>) видов грызунов	224
<i>А.Н. Мальцев, Е.В. Котенкова.</i> Биологическое сигнальное поле и подвидовая дивергенция обонятельных сигналов домовой мыши <i>Mus musculus</i>	232
<i>О.Ю. Орлов.</i> Ландшафт, сенсорика и сигнальные поля	238

Воспоминания о Н.П. Наумове

<i>Поярков А.Д., Симкин Г.Н., Поярков Н.Д.</i> Николай Павлович Наумов: творческая жизнь	250
<i>П.П. Дмитриев.</i> Николай Павлович в поле, на кафедре и факультете	280
<i>О.Ю. Орлов.</i> Николай Павлович Наумов	292
Список печатных работ Н.П. Наумова	314

Научное издание

Утверждено к печати решением Учёного совета ИПЭЭ РАН

БИОЛОГИЧЕСКОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Коллективная монография

Под редакцией А.А. Никольского, В.В. Рожнова

Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2013. 323 с.

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт»

Москва, ул. 5-я Кабельная, 2б

Подписано в печать 09.12.2013.

Формат 60х90/16. Объем 20.13 усл.печ.л. Бум. офсетная.

Тираж 300 экз.